



**University of
Zurich**^{UZH}

**Zurich Open Repository and
Archive**

University of Zurich
University Library
Strickhofstrasse 39
CH-8057 Zurich
www.zora.uzh.ch

Year: 2010

From outcrossing to selfing: the evolutionary transition of reproductive systems in Arabidopsis

Tsuchimatsu, Takashi ; Shimizu, Kentaro K

Posted at the Zurich Open Repository and Archive, University of Zurich
ZORA URL: <https://doi.org/10.5167/uzh-41773>
Journal Article

Originally published at:

Tsuchimatsu, Takashi; Shimizu, Kentaro K (2010). From outcrossing to selfing: the evolutionary transition of reproductive systems in Arabidopsis. Iden:7-12.

他殖から自殖へ：シロイヌナズナにおける繁殖システムの進化を DNA から探る

要約：自己の花粉と胚珠の交配で種子を残す「自殖」。極端な近親交配であり、子孫に明らかに害をもたらすにも関わらず、植物の世界で何度も繰り返し進化してきたことが知られている。自殖の有利な点は何か。自殖はどのように進化したか。ダーウィン以来のこの謎に、モデル生物シロイヌナズナを用いた遺伝子レベルの解析から迫る。

1. はじめに

花を咲かせる植物は地球上に 20 万種以上も存在するが、実にその 7 割に及ぶ種が、ひとつの花の中に雄（花粉）・雌（胚珠）の 2 つの性を持つ「両性花」をつけることが知られている¹。両性花をつける植物の中には自己の花粉と胚珠の交配によって種子をつくるのが可能な種が多くあり、このような繁殖様式を自殖（自家受精）と言う。これに対し、他個体同士の花粉と胚珠の交配は他殖（他家受精）と呼ばれる。

ひとつの個体の中に雄の部分と雌の部分があり、それら同士の交配で子孫を残す——雌と雄が別個体に分かれているヒトのような生物から見ると、なんとも不可思議な繁殖のしかたである。実際、植物の繁殖様式に関して科学的な研究が始められる以前、植物は「自身の花粉によって種子を実らせることができる、神のつくった完全な生命体」と神聖化されていた²。

なぜ植物は自殖をするのだろうか。どのような点が他殖よりも有利で、どのような点が不利なのだろうか。自殖を促す仕組みや回避する仕組みはあるのだろうか。自殖を続けると植物はどうなっていくのだろうか。これらの問いは、『種の起源』を著した進化生物学の祖ダーウィン (C. Darwin) 以来、約 150 年もの間生態学・進化学において投げかけられてきた問いである。

私たちは、分子遺伝学のモデル生物であるアブラナ科シロイヌナズナを用いて、分子レベルの知見からこのような生態学的・進化学的な問いに答えようとしている。この記事では、ダーウィン以来の自殖研究の歴史を簡単に振り返り、私たちの研究とその今後の展望を紹介したい。

2. 自殖と他殖はどちらが有利？：シュプレングエル、ダーウィン、フィッシャー

あまり知られていないことだが、ダーウィンがビーグル号で世界中を航海しその成果を多数の著作として発表するよりも前に、実はシュプレングエル (C. K. Sprengel) というドイツ人が花の形態やその繁殖様式について本格的な記載と生態学的考察をすでに行っていた。シュプレングエルは、500 以上もの植物種の観察から、繁殖のために昆虫による花粉媒介を必要とし、両性花を持つにもかかわらず自殖を行わない植物が多くあることを報告している³。ただ、シュプレングエルはプロの研究者ではなく一教師であったうえ、「進化」「適応」といった概念も確立されていなかった当時、彼のこの偉大な発見はほとんど受け入れられることはなかった。

シュプレングエルの報告が脚光を浴びるのは、その約 80 年後、ダーウィンによる植物の繁殖に関する一連の研究以降のことである。ダーウィンも膨大な数の植物種について交配実験を行い、自殖を積極的に行う種が存在する一方で、多くの植物種は他個体由来の花粉で種子を結実させることを明らかにした。これに加えてダーウィンは、自殖由来の個体は他殖由来の個体に比べて一般に成長・繁殖能力が低いことを発見した⁴。植物やヒトを含む様々な生物において、自殖のような近親交配由来の子孫の成長率が低かったり遺伝病の発症リスクが高まったりする現象が知られており、これを近交弱勢と呼ぶ。近交弱勢は、集団中にごく低い頻度で存在する劣性有害突然変異がホモ接合で揃うことによって生じる。低頻度の突然変異が他個体との交配によって偶然にホモ接合で揃う確率は極めて低い。しかし、自殖のような近親交配を行った場合には、子孫で有害突然変異がホモ接合になるリスクは著しく上昇する。これが近交弱勢の遺伝学的なメカニズムである。

このように、ダーウィンはそれ以前の「信仰」を覆し、植物は自殖ばかりで種子をつくるわけではないこと、むしろ自殖を行うと近交弱勢により成長の悪い子孫ができてしまうことを明らかにした。しかしながら、自殖を行う植物も一方で多く存在する。自殖には近交弱勢を補って余りある利点があるに違いない。そう考えてダーウィンが最終的にたどり着いた答えが「繁殖保証仮説」であった。ダーウィンは、隔離された集団などの交配相手が少ない状況や、送粉者の訪花頻度が不安定な環境下では、一個体だけで種子を残せる自殖性は確実な繁殖を保証するという点で有利になるのではないかと予測した。その後、交配相手が減少してしまう可能性の高い長距離分散を経た種は自殖性のものが多いという一般的な傾向が、ベイカー (H. G. Baker) によって報告された。長距離

分散の例としては、遠く離れた島への移動が挙げられる。この傾向はベーカーの法則と呼ばれ、ダーウィンの仮説を支持する証拠のひとつである。

ダーウィンが繁殖保証仮説を発表した約 60 年後、自殖の適応的意義に関してもうひとつの重要な考察がフィッシャー (R. A. Fisher) によって提示された⁵。フィッシャーは、数理統計学者として現代進化生物学の理論的基礎を築いたことで名高い人物である。ダーウィンは近交弱勢という自殖の不利さに着目していたが、フィッシャーはむしろ基本的には自殖の方が有利なはずだと考えた。他殖によって作られた種子では、父親（花粉親）と母親（胚珠親）は違う個体である一方、自殖によって作られた種子では父親も母親も同じ個体、自分自身である。つまり、自殖由来の種子は 100% 自分の遺伝子からのみ構成されていることになる。しかし、他殖由来の種子では、50% は自分由来であるものの残りの 50% はまったくの他個体由来である。このことは、他殖より自殖のほうが次世代への遺伝子の伝達効率が 2 倍良いということを意味する^{注1}。ダーウィンの自然選択の原理に基づけば、そもそもある性質が「有利」であるとは、その性質をもつことで自分自身の遺伝子のコピーをより多く次世代に伝えることができるということである。その点では、自殖できるという性質は、他殖しかできないより有利であると考えられる。

このことからフィッシャーは、近交弱勢と遺伝子の伝達効率のバランスでそれぞれの種の自殖の度合い（自殖率）が決まると考えた。具体的には、近交弱勢の強さ（他殖由来の個体の生存率に対する自殖由来の個体の生存率の低下）が 1/2 以下のときは他殖を促進する性質が進化し、1/2 以上のときは自殖を積極的に行う性質が進化するのではないかと予測である。「1/2」という値は自殖における「2 倍」の遺伝子の伝達効率に由来する。つまり、伝達効率の有利さが近交弱勢の不利さに打ち勝つとき自殖が有利になるというわけである。

自殖の適応的意義に関する論文はその後も続々と出版されたものの、その多くは近交弱勢・遺伝子の伝達効率・繁殖保証という 3 つの要素に帰着できるものである（表 1）。遺伝子の伝達効率と繁殖保証はいずれも自殖の進化を促す淘汰圧であるが、互いに排他的なものではない。両方の重要性が示唆された私たちの研究成果を、次節で紹介していきたい。

注1 ここでは単純化のために、自己の胚珠との交配のみを考え、他個体の胚珠との交配については省略している。

3. シロイヌナズナにおける自殖の進化

自殖の有利な点・不利な点に関する生態学的な仮説の提唱はこのように様々に行われてきた上、ベーカーの法則など仮説を支持する状況証拠も多い。それでは、他殖的な種と自殖的な種の進化的移行は実際にどのように起きるのだろうか。自殖・他殖という性質は近縁種間でも顕著に異なる場合があることが一般に知られており、それらの種では過去に繁殖様式の進化的な変化があったはずである。具体的にどの遺伝子がどのように変異して、いつ、どのような環境下で繁殖システムの移行が起きたのだろうか。こういった問題に取り組むためには、生態学的な調査だけではなく、自殖性・他殖性に関わる遺伝子レベルの知見が欠かせない。そこで私たちは、分子遺伝学のモデル生物であるシロイヌナズナ（アブラナ科）における自殖の進化に着目した。シロイヌナズナは 2000 年に全ゲノム配列が決定された生物で、形態・発生・繁殖などに関わる様々な遺伝子レベルの知見が蓄積されている。

シロイヌナズナはシロイヌナズナ属に属し、99%近い高い自殖率^{注2}を持つことが知られている。その一方、ハクサンハタザオなどの近縁種は他殖性である（図 1）。シロイヌナズナの近縁種が他殖性なのは、これらの種が「自家不和合性」という仕組みを持っているためである。自家不和合性とは、自己の花粉と胚珠の交配を避ける遺伝的なしくみである。例えば、シロイヌナズナの近縁種で他殖性のハクサンハタザオでは、自己の花粉が柱頭についても花粉管を伸長させることができず、種子が形成されない。シロイヌナズナでは、過去にこのシステムが不活性化することによって自家不和合性から自家和合性になり、自殖を行うようになったと考えられる（図 1）。

シロイヌナズナ属では、この自家不和合性の鍵となる遺伝子、*SCR* (*SP11* とも呼ばれる)と *SRK* がすでに単離されている⁶。*SCR* は花粉側で発現し、*SRK* は柱頭側で発現する（図 2）。自家不和合性を持つ他殖種においては、同個体由来の花粉が柱頭についたときに *SCR*・*SRK* 間の特異的な相互作用が起こり、花粉管伸長が阻害される。柱頭側遺伝子の *SRK* と花粉側遺伝子の *SCR* は、いわば鍵と鍵穴に相当する遺伝子である。個体によって様々な種類の鍵（花粉側遺伝子）と鍵穴（柱頭側遺伝子）を持っており、互いにぴったり合う組み合わせのときにのみ不和合の反応が起き、花粉管伸長の阻害が起きる（図 2）。なお、*SCR* と

^{注2} 結実種子のうち自殖由来の種子の割合

SRK は染色体上で隣り合って位置しており、両者の間で組み換えが起きることは極めて稀である。

シロイヌナズナでは、これら *SCR* と *SRK* のいずれかに機能喪失型の突然変異が起こることによって自家不和合性が不活性化し、高い自殖率が進化した可能性がある。それを確かめるために、私たちはヨーロッパに分布するシロイヌナズナの様々な種内系統について *SCR* と *SRK* の塩基配列を決定し、またそれらを近縁種のハクサンハタザオの配列と比較した。その結果、図 3 のようにいくつかの機能喪失型突然変異が *SCR*・*SRK* 上に見つかった⁷。まず、柱頭側遺伝子 *SRK* 上には、コード領域の途中で停止コドンが来る突然変異 (premature stop mutation) や読み枠をずらす突然変異 (frame shift mutation) など、明らかにタンパク質としての機能を失わせる突然変異が多く見つかった。その一方で、少なくとも 12 系統のシロイヌナズナにおいて、配列上はどこも壊れていない *SRK* が見つかった⁸。この 12 系統は、シロイヌナズナの種全体の 4% ほどの系統に相当する。これに対し機能型の花粉側遺伝子 *SCR* はどの系統からも見つからず、コード領域の最後に 213 塩基の逆位が見られることがわかった⁸ (図 3)。この逆位変異はシロイヌナズナにおいて約 95% 以上と高い頻度で共有されていたのに対し^{注3}、それ以外に見つかってきたいくつかの突然変異はいずれも頻度が低かった。コード領域の中に起きた逆位なので、もちろんこれは *SCR* タンパク質の機能を失わせる突然変異である。しかしながら、逆位はただひっくり返っているだけの変異なので、ひっくり返る前の祖先配列を復元することが原理的には可能である。そこで、逆位を元に戻した花粉側遺伝子 *SCR* の DNA 配列を PCR によって人工的に作成し、正常な柱頭側遺伝子 *SRK* を持つシロイヌナズナの系統のひとつに遺伝子導入した (共同研究者である東北大学の諏訪部圭太博士 [現・三重大学]・五十川祥代氏・渡辺正夫博士による実験)。その結果、遺伝子導入個体において花粉管の自家不和合反応が観察され、自殖による結実種子数が大きく減少することがわかった⁸。

これらの結果は、花粉側遺伝子 *SCR* 上に生じた逆位変異がシロイヌナズナにおける過去の自家和合性の進化に関わった突然変異のひとつであることを示すものである。一方、*SCR*・*SRK* 上に見つかったその他の様々な変異は比較的頻度が低く、逆位変異が生じた後二次的に蓄積した変異であると考えられた。つま

^{注3} *SCR* と *SRK* のほぼ全体を欠失した系統も多くあることが報告されているが、この欠失は逆位よりも後に生じたと考えられる⁷。

り、これらは自家不和合性の直接の進化の原因となった変異ではないということである。私たちの研究は、野外集団において自家不和合性の進化に関わった突然変異を分子レベルで同定し、その突然変異がほぼ種全体に広がったことを確かめた世界で初めての報告である。

この結果は非常に示唆に富む。自家不和合性は *SCR* と *SRK* を含む多くの遺伝子によって成り立つ複雑なシステムである。ひとたび自家不和合性が進化したら、システム全体が中立化し、それぞれの遺伝子に突然変異が蓄積していくと考えられる。しかし実際には、花粉側遺伝子 *SCR* の突然変異を人工的に修復するだけで自家不和合性が復活した。すなわち、少なくとも種内の数%の系統については、*SCR* 以外は正常なままであったということである。これは、シロイヌナズナにおける自家不和合性の不活性化が比較的最近に起きたことを示唆する。もし長い時間が経っていたら、*SCR* の逆位以外にも多くの突然変異が蓄積していたはずである。他の研究グループによる分子進化速度に基づいた解析によると、シロイヌナズナにおける自家不和合性の起源は、もっとも古くて 413,000 年前程度と推定されている⁹。この値は、近縁種との分岐年代（約 500-600 万年前）よりも一桁少ないオーダーである。

シロイヌナズナが自家不和合性を失ったと考えられる数万年～数十万年前、シロイヌナズナが分布するヨーロッパでは、ちょうど氷期・間氷期のサイクルの中で動植物の分布が大きく拡大・縮小していたと考えられている。分布が大きく変化する状況下では、交配相手が不足し、十分な他家花粉が得られなかったかもしれない。そのような環境の下では、一個体だけで子孫を残すことができる自殖性は、繁殖保証の観点から有利になりうるだろう。また、分布の急激な縮小・拡大に伴って生じる強い遺伝的ボトルネックは、近交弱勢の値を低下させる効果があることが近年指摘されている¹⁰。近交弱勢が分布拡大をきっかけに低下することがあれば、遺伝子の伝達効率の良さで自殖は他殖よりも有利になり、他殖を促す自家不和合性は不活性化する方向へ淘汰圧が働いただろう。私たちの発見は、ダーウィン、フィッシャー以来の生態学的な仮説を分子レベルから支持するものである。自殖の進化が最近の分布拡大とともに起きたことは同じくアブラナ科のルベラナズナでも報告されており¹¹、シロイヌナズナに限らない一般的な傾向かもしれない。様々な自殖種を用いたさらなる研究の蓄積が待たれる。

4. 展望：自殖は進化のデッドエンドか？

このように、シロイヌナズナでは自家不和合性の不活性化にともなう他殖から自殖への進化的推移が比較的最近に起きたことが明らかになった。他殖から自殖へという進化の方向性は、シロイヌナズナ属に限らず他の分類群においても一般的である。すなわち、主に自家和合性の進化をきっかけにして他殖種から自殖種が何度も繰り返し起源するものの、その逆の進化はあまり起こらないと考えられている¹²。このような進化の不可逆性はなぜ生じるのかを、今後の展望として最後に考えてみたい。

現在のところ大きく2つの要素が重要であると考えられている^{12, 13}。一つ目は、自家不和合性が不活性化するのは簡単だが、ひとたび不活性化するとその復帰はとても難しいという点である。いったん不活性化した自家不和合性を復帰させるためには、同じ遺伝子の同じ部位にもう一度元通りにする突然変異が生じる必要がある。この確率は、自家不和合性に関わる遺伝子群のどこかひとつに変異が起きる確率に比べるとずっと低いはずである。複雑なシステムの獲得と喪失に見られるこのような非対称性は、一般にドローの法則と呼ばれる。

もう一点は、自殖集団における遺伝的多様性の減少にともなう絶滅率の上昇である。自家和合突然変異が集団に広まりどの個体も自殖を行うようになると、別の遺伝子を取り込んで新しい遺伝子の組み合わせをつくる機会が少なくなり、集団の遺伝的多様性が減少すると考えられる。適応進化の原動力である遺伝的多様性が失われると、常に変化する生物的・無生物的環境に対応できず、自殖集団は他殖集団より絶滅しやすいことが予想される。

自殖性は、遺伝子伝達効率・繁殖保証などの短期的な有利さから集団中に広まるものの、集団レベルの進化のポテンシャルを低下させ絶滅率を高める点で、長期的には不利な性質かもしれない。一度進化したら戻れない、あとは絶滅を待つばかりという意味で、自家和合性とそれにとまなう自殖の進化は「進化のデッドエンド」とも言われる。ただし、この予測は十分に検証されたとはいえない。自家不和合性についてドローの法則が成り立つことは近年の分子系統学的研究から精度よく示されつつあるものの¹⁴、自殖が実際に集団の遺伝的多様性を低下させ、適応進化のポテンシャルを減少させるかどうか実証的に明らかにした例はほとんどない¹³。分子レベルの知見を取り入れながら、今後様々な分類群で野外での進化学的・生態学的研究を積み重ねていくことが重要であ

ろう。

謝辞

諏訪部圭太博士（三重大）、渡辺正夫博士、五十川祥代氏（東北大）、鈴木剛博士（大阪教育大）、高山誠司博士（奈良先端大）には、共同研究を通じて数々の助言を賜った。清水（稲継）理恵博士、川越哲博博士（チューリヒ大）には本稿に貴重な意見を頂いた。篤くお礼申し上げます。

[文献]

- [1] Yampolsky, C. & Yampolsky, H. *Biblioth. Genet.* **3**, 1–62 (1922).
- [2] 内貴章世. *Nature Study* **54**, 102–106 (2008).
- [3] Sprengel, C. K. *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. I. (Vieweg, sen., Berlin, 1793).
- [4] Darwin, C. *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom* (J. Murray, London, 1876).
- [5] Fisher, R. A. *Ann. Eugen.* **11**, 53–63 (1941).
- [6] Kusaba, M., Dwyer, K., Hendershot, J., Vrebalov, J., Nasrallah, J. B. *et al. Plant Cell* **13**, 627–643 (2001).
- [7] Shimizu, K. K., Shimizu-Inatsugi, R., Tsuchimatsu, T. & Purugganan, M. D. *Mol. Ecol.* **17**, 704–714 (2008).
- [8] Tsuchimatsu, T., Suwabe, K., Shimizu-Inatsugi, R., Isokawa, S., Pavlidis, P. *et al. Nature* **464**, 1342–1346 (2010).
- [9] Bechsgaard, J. S., Castric, V., Charlesworth, D., Vekemans, X. & Schierup, M. H. *Mol. Biol. Evol.* **23**, 1741–1750 (2006).
- [10] Pujol, B., Zhou, S. R., Sanchez Vilas, J. & Pannell, J. R. *Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A.* **106**, 15379–15383 (2009).
- [11] Guo, Y.-L., Bechsgaard, J. S., Slotte, T., Neuffer, B., Lascoux, M. *et al. Proc. Natl Acad. Sci. U S A* **106**, 5246–5251 (2009).
- [12] Stebbins, G. L. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level* (Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1974).
- [13] Takebayashi, N. & Morrell, P. L. *Amer. J. Bot.* **88**, 1143–1150 (2001).
- [14] Iqbal, B., Bohs, L. & Kohn, J. R. *Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A.* **103**, 1359–1363 (2006).

[略歴]

土松 隆志 2010 年、東京大学大学院総合文化研究科博士課程修了。博士(学術)。
専門は進化生態学・分子集団遺伝学。2010 年、国際分子生物進化学会(Society for
Molecular Biology and Evolution)において Walter M. Fitch 賞受賞。

清水 健太郎 2002 年、京都大学大学院理学研究科博士課程修了。博士(理学)。
2003 年よりノースカロライナ州立大学博士研究員、2006 年よりチューリヒ大学
理学部植物生物学研究所にて進化機能ゲノム学部門長・准教授。専門は進化生
態機能ゲノム学、発生遺伝学。1999 年、Jack Heslop-Harrison Medal 受賞。著書
に「植物の進化」(清水健太郎・長谷部光泰編、秀潤社 2007) など。

[用語解説]

劣性有害突然変異：ヘテロ接合では有害効果がないが、ホモ接合の時に有害効
果を生じる突然変異。機能喪失型の有害突然変異の多くは劣性である。

シロイヌナズナ：主にヨーロッパ・北アフリカ・中央アジアに自生するアブラ
ナ科シロイヌナズナ属の一年生草本。ゲノムサイズが小さく、一世代が約 2 カ
月と短い上、種子が大量に取れるなどの理由から、植物遺伝学のモデル生物と
して利用されてきた。北米、日本などにも帰化している。

逆位：染色体上の塩基配列の順序が部分的に逆転した突然変異。遺伝子のコー
ド領域に生じた場合、通常その遺伝子の機能は失われる。

遺伝的ボトルネック：生物集団の個体数が激減し、生き残った個体の子孫のみ
がその後増えていくことによって、集団の遺伝的多様性が減少すること。びん
首効果とも呼ばれる。

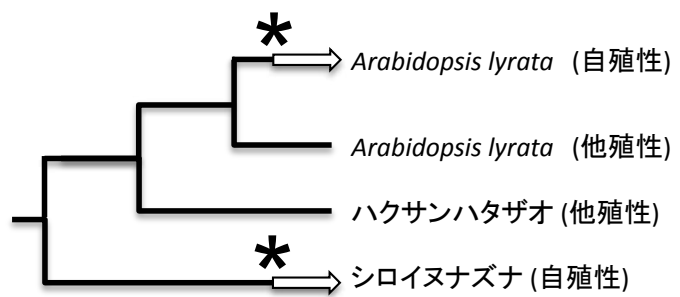
[図の説明]

図 1：シロイヌナズナ属における自家不和合性の不活性化と自殖の進化。シロ
イヌナズナ属の祖先は自家不和合性を持つ他殖的状态であったが、何度か繰り
返し自家不和合性が不活性化し、シロイヌナズナをはじめ高い自殖率を持つ系

統が派生的に進化した。この系統樹では、シロイヌナズナ属に属する種のうち代表的な3種のみを示した。

図2：シロイヌナズナ属における自家不和合性システムの模式図。同個体由来の花粉が柱頭についたときに花粉側因子 *SCR* と柱頭側因子 *SRK* の特異的な相互作用が起こり、花粉管伸長が阻害される。他個体由来の花粉（他家花粉）が柱頭についたときにはこの相互作用が起こらず、花粉管が伸長して種子が形成される。

図3：シロイヌナズナの花粉側因子 *SCR* および柱頭側因子 *SRK* 上に生じた突然変異。ヨーロッパの様々な地点から採集されたシロイヌナズナの *SCR* および *SRK* のうち代表的な配列を、近縁種で自家不和合性をもつハクサンハタザオの配列と比較した。*SCR* 上の213塩基の逆位が種内で広く共有されている一方、*SRK* 上に機能喪失型の突然変異が見られない系統もいくつか発見された。矢印は遺伝子が正常に転写される方向を示す。



* : 自家不和合性の不活性化

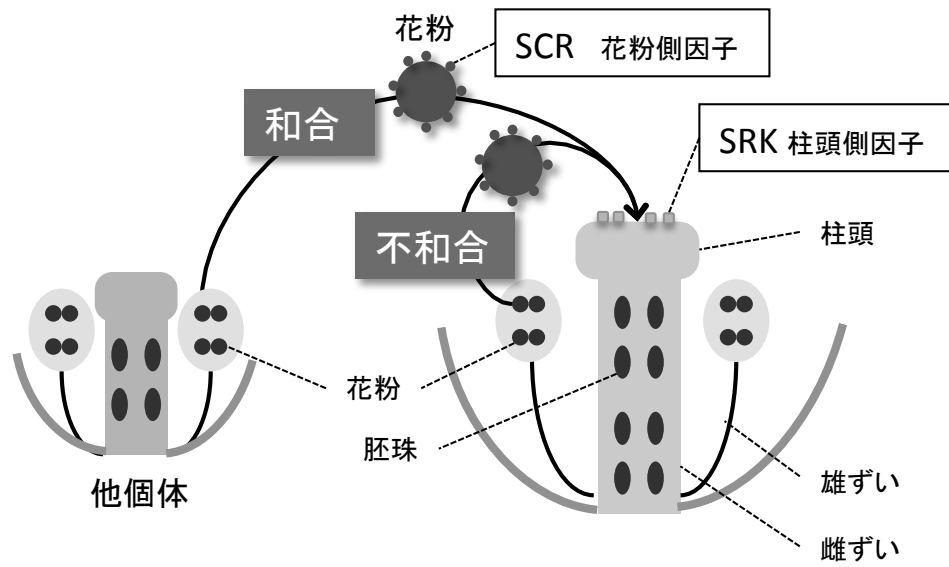


図2

